

doi:10.3969/j.issn.1000-6362.2014.05.004

张法伟,王军邦,林丽,等. 青藏高原高寒嵩草草甸植被群落特征对退化演替的响应[J]. 中国农业气象, 2014, 35(5):504-510

青藏高原高寒嵩草草甸植被群落特征对退化演替的响应*

张法伟¹,王军邦^{2**},林丽¹,李以康¹,杜岩功¹,曹广民¹

(1. 中国科学院西北高原生物研究所, 西宁 810001; 2. 中国科学院地理科学与资源研究所生态系统网络观测与模拟重点实验室, 北京 100101)

摘要:以空间代替时间的方法,于2012年7月中旬-8月中旬在青藏高原祁连山南麓分别选取原生、轻度、中度和重度4种不同退化梯度的高寒嵩草(*Kobresia*)草甸,对其土壤理化、水分特征和植被群落进行研究,以探究高寒嵩草草甸生态功能退化过程中植被群落的变化特征。结果表明,中度退化样地的地上生物量、表层(0-10cm)土壤含水量和降水地表入渗速率显著最小($P < 0.01$),表层地下生物量、表层土壤有机质、表层田间持水量和草毡层厚度显著最大($P < 0.01$)。基于退化高寒嵩草草甸群落的植被功能群和群落多样性的非度量多维排序结果表明,其退化过程可明确划分为原生植被、轻度退化、中度退化和重度退化4个阶段,冠层高度、地上生物量、草毡层厚度和降水地表入渗速率对群落变化的相对贡献较大。植被群落对退化过程的响应为非平衡型(Non-equilibrium),群落变化的“分水岭”存在于中度退化和重度退化之间。研究结果对退化嵩草草甸的恢复措施选择具有重要的指导意义。

关键词:高寒嵩草草甸;退化演替;非度量多维排序;非平衡型;群落特征

Response of Plant Community of Alpine *Kobresia* Meadow to Degradation Succession in Qinghai-Tibetan Plateau

ZHANG Fa-wei¹, WANG Jun-bang², LIN Li¹, LI Yi-kang¹, DU Yan-gong¹, CAO Guang-min¹

(1. Northwest Institute of Plateau Biology, Chinese Academy of Sciences, Xining 810001, China; 2. Key Laboratory of Ecosystem Network Observation and Modeling, Institute of Geographic Sciences and Natural Resources Research, Chinese Academy of Sciences, Beijing 100101)

Abstract: Alpine *Kobresia* meadow have a key function in carbon sequestration, water retention and biodiversity conservation on the Qinghai-Tibetan Plateau while degraded seriously. The response of plant community to degradation succession was not well understood. Based on the space-time substitution method, the experiment of degradation gradients (excellent, good, fair, and poor) on alpine meadow was conducted and plant community as well as soil characteristics and water retention was surveyed from mid-July to mid-August in 2012. The results showed that the minimum of aboveground biomass, topsoil water content and surface rain infiltration and the peak value of topsoil (0-10cm) belowground biomass, topsoil organic matter, topsoil field water content and mattic epipedon thickness all occurred in fair plots. The results of non-metric multidimensional scaling (NMDS) on plant community diversity and function groups along degradation gradients showed that the four stages were obviously distinguished. Canopy height, aboveground biomass, mattic epipedon thickness and rainfall infiltration rate accounted for the most variations of plant community. The response of plant community to degradation was non-equilibrium and the inflexion of plant community variations might occur during the period from fair plots to poor plots. The non-equilibrium degradation processes would play an indicative function in selecting recovery techniques on degraded alpine meadow.

Key words: Alpine *Kobresia* meadow; Degradation succession; NMDS; Non-equilibrium; Plant community

高寒嵩草(*Kobresia*)草甸占青藏高原天然草地面 养、生物多样性保护、区域稳定维系等众多生态、社会
积的47.9%,是高原的主体植被类型,承载着水源涵 功能,是中国乃至东南亚的重要生态屏障^[1-3]。近年

* 收稿日期:2014-03-13 ** 通讯作者。E-mail:jbwang@igsnr.ac.cn

基金项目:国家科技支撑计划(2012BAC08B06);国家自然科学基金(31270520;31270576)

作者简介:张法伟(1981-),河南义马人,硕士,工程师,主要从事高寒生态系统管理和评价。E-mail:fwzhang@nwipb.cas.cn

来,在自然和人为因素的双重驱动下,高寒嵩草草甸退化严重,系统生产生态功能丧失殆尽^[4],严重威胁着青藏高原生态屏障的战略地位^[5-6]。因此,相关研究学者开展了大量有关高寒草甸退化过程^[7]、恢复治理^[8]与可持续发展方面^[9-10]的研究,并取得了丰硕成果。但有关高寒草甸植被群落对退化演替的响应方式和适应机理的研究则较少。植被群落结构对外界长期干扰的响应过程存在平衡态(Equilibrium)与非平衡态(Non-equilibrium)之说^[11-12],平衡态学说认为持续的外界驱动力所引起的植被群落结构的变化是可逆的,干扰因素降低或消失,植被群落能恢复到初始状态。而非平衡态学说则认为群落结构的变化存在阈值,一旦超过该阈值,即使干扰因素消失,也不能恢复到原生状态。

放牧驱动下高寒嵩草草甸退化的过程中,生态、环境因子变化趋势不尽相同。地下生物量^[13]和系统N、P需求量^[14]先增加后减小,地上生物量和降水入渗速率^[15]、表层土壤容重和含水量及根土体积比^[16]、土壤系统N/P^[17]均先降低后增加,群落物种组成、植物多样性和系统稳定性逐渐降低^[18-19]。草毡层(Mattic epipedon)作为高寒草甸土壤系统特有的诊断层,在退化过程中其厚度增加,保障了系统的稳定性^[20]。但草毡层的极度发育,引起系统水分、营养的供需失衡^[21],导致高寒草甸的进一步退化^[16,22]。但有关高寒嵩草草甸植被物种组成和群落结构对系统退化演替的响应方式和适应机理的研究报道较少。本文以空间代替时间的研究方法,选取原生草地、轻度退化、中度退化和重度退化等不同退化演替状态样地,全面获取系统植被群落、土壤理化和系统水文等生态环境因子的变化特征,探索植被群落结构的响应机理及环境因子的驱动方式,以期对退化高寒嵩草草甸的恢复治理和生态保护提供理论依据。

1 材料与方法

1.1 研究点概况

研究样点位于青海海北高寒草地生态系统国家野外科学观测研究站(海北站,37°37′N,101°19′E,3200m)。该站位于青藏高原东北隅,祁连山北支冷龙岭东段南麓的大通河谷。年平均气温-1.7℃,降水量580mm,雨热同季。高寒嵩草草甸以矮嵩草(*Kobresia humilis*)为建群种,主要优势种为垂穗披碱草(*Elymus nutans*)、异针茅(*Stipa aliena*)、麻花苻(*Gentiana straminea*)、鹅绒委陵菜(*Potentilla anserine*)等。土壤为暗沃寒冻雏形土(Mat Cry-gelic Cambisols)。

选择区域内可食牧草(莎草类、禾本类和部分豆

科类植物)相对盖度>90%、70%~90%、20%~70%、<20%分别作为原生草地、轻度退化、中度退化和重度退化的样地^[23]。为了消除空间差异引起的土壤、气候、植被的背景差异,试验样地间的最大空间距离不超过30km。原生草地(101°18.798′E,37°36.666′N,3200m)植被群落为双层结构,以密丛根茎嵩草为建群层片,以草丛禾草为辅助层片,该群落为稳定性的地带植被类型,是放牧演替的起始群落^[2]。植被以禾草、嵩草为主,上层为异针茅、藏异燕麦(*Helyctotrichon tibeticum*)、垂穗披碱草等,下层为矮嵩草、双柱头藨草(*Scirpus distigmaticus*)、早熟禾(*Poa crymophila*)、花苜蓿(*Melissilus ruthenicus*)、异叶米口袋(*Gueldenstaedtia diversifolia*)等。轻度退化(101°2.698′E,37°52.189′N,3527m)的植被群落为单层片的密丛根茎嵩草结构,以矮嵩草为主,优势种包括早熟禾、甘肃棘豆(*Oxytropis kansuensis*)、矮火绒(*Leontopodium hastioides*)等。中度退化(101°10.620′E,37°40.054′N,3239m)的典型植被为低矮的小嵩草(*Kobresia pygmaea*),优势种包括美丽风毛菊(*Saussurea superba*)、麻花苻(*Gentiana straminea*)、矮火绒等。重度退化(101°18.237′E,37°36.676′N,3189m)为黑土型-杂类草次生裸地,优势种为香蒿(*Elsholtzia calycocarpa*)、细叶亚菊(*Ajania tenuifolia*)、西伯利亚蓼(*Ligularia virgaurea*)等杂类草。经走访调查,原生草地、轻度退化、中度退化和重度退化区多年放牧强度分别为3.7、8.2、11.2和0(非禁牧)只羊单位/hm²。

1.2 数据来源

1.2.1 植被群落

植被、土壤和水文特征的调查在植被生长旺盛期的7月中旬-8月中旬进行。首先在4个退化梯度样地上各选择同质、均一的样区1000m²(100m×10m),为了降低样品采集的“假重复”(Pseudo replication)现象,将样区从东至西划分为10个10m×10m的样地,并依此命名为1、2、…、10号样地。

在1、3、5号样地,利用50cm×50cm(100个5cm×5cm)的样方框,首先目测法获取群落的相对盖度(PC),测量群落的冠层高度(VH),其次基于针刺法获取各个植物种的绝对盖度(样方框内某物种针刺数/100),最后基于标准收获法获取每个植物种的相对地上生物量(AGB_i)。物种多样性指数(S)、Shannon-Weaver指数(H′)和Pielou均匀度指数(E)分别为

$$S = N \quad (1)$$

$$H' = -\sum_{i=1}^N [AGB_i \ln(AGB_i)] \quad (2)$$

$$E = \frac{H'}{\ln(S)} \quad (3)$$

式中 N 为样方框中出现的植物总物种数。同时,将植物种类划分为 4 个功能群:莎草类(矮嵩草、小嵩草、双柱头蕨草等莎草科植物)、禾草类(垂穗披碱草、异针茅、早熟禾、藏异燕麦等禾本科植物)、豆科类(花苜蓿、甘肃棘豆、异叶米口袋等豆科植物)和杂草类(矮火绒、麻花苻、美丽风毛菊、香薷等其它科属植物)^[24]。

在 2、4、6、8 和 10 样方内,首先利用 50cm × 50cm 样方框,基于标准收获法获取群落植被 AGB,然后在此样方内利用内径 6cm 的土钻分 4 层(0-10、10-20、20-30 和 30-50cm)采集 6 个重复的地下样品,其中每 3 个重复按照相同层次混合为 1 个样品,即每个样方内 2 个重复,分别用于测定地下生物量(BGB)和土壤化学性质,包括有机质(SOM)、全氮(TN)、速效氮(AN)。生物量(AGB 和 BGB)采用烘干称重法,SOM 用重铬酸钾法测定,TN 和 AN 氮分别采用重铬酸钾-硫酸消化法和氯化钾浸提蒸馏法测定。另外,利用内径 3cm 的根钻按照同样层次获取地下样品,在室内用容量瓶法获取根土体积比(R/S)^[25]。每个退化梯度内,AGB、BGB、SOM、TN、AN 和 R/S 均 5 个重复。

1.2.2 土壤水文特征

在 5、7 和 9 号样方内,在土壤剖面按照 0-10、10-20、20-30 和 30-50cm 的层次,利用 100cm³ 环刀采集土壤样品,每个样方内 3 个重复。其中,1 个重复在室内烘干称重后,除去砾石物质的质量和体积,用于测定土壤容重(BD)。另外 2 个重复用于测定质量土壤田间持水量(FWC),利用威尔科克斯法^[15]在室内进行测定。利用便携式时域反射计(TDR)测定相同层次的容积土壤含水量,并依据 BD 换算为质量土壤含水量(NWC),便于与土壤持水力对比。另外,在土壤剖面上,利用直尺测定草毡层厚度(ME)。

地表入渗速率:在 5、7 和 9 号样方内,选择地表平坦区域,将环刀垂直地表砸入 0.8cm 后,缓慢注入 50mL 清水,以水分完全渗入土壤所消耗的时间为降水地表入渗速率(IR)^[15]。

1.3 统计分析

利用 SPSS13.0 的单因素方差分析和 LSD 多重比较分析不同退化梯度下的土壤理化、水分特征和植被特征的差异;利用 PC-ORD 4.2 的非度量多维排序(NMDS)法分析植被群落结构的差异及其影响因素,其中以 4 个退化梯度 3 个重复样方的 4 个植

被功能群的绝对盖度、AGB 和群落多样性指数(S、H'、E)构成 11 × 12 的主矩阵分析群落响应特征,生物因子(群落 AGB、BGB、PC 和 VH)、表层(0-10cm)土壤因子(BD、ME、R/S、SOM、TN 和 AN)、水分特征(IR、NWC 和 FWC)等构成 13 × 12 次矩阵用于探讨驱动因素。由于环境因子和群落测定不在同一样方,因此利用同一退化梯度下不同样方的均值代表环境因子。

2 结果与分析

2.1 不同退化梯度下生物量和土壤性质的响应

高寒嵩草草甸的生物量和表层土壤特性随着退化程度加重呈现不同的变化趋势(表 1)。原生群落退化至中度退化过程中,放牧强度迅速增加,家畜的践踏和采食强度升高,较高的禾本类植物耐牧性较差,群落平均冠层高度(VH)降低了 10 倍左右。但由于群落物种间的补偿作用,植被地上部分的群落相对盖度(PC)和地上总生物量(AGB)分别降低了 50.3% 和 227.2%。草毡层厚度(ME)迅速升高,降低了降水地表入渗速率(IR),致使表层(0-10cm)土壤自然含水量(NWC)降低,从而导致了植物根系的生理干旱。同时也降低了系统微生物的活动强度,表层土壤全氮(TN)和速效氮(AN)分别降低了 16.1% 和 60.2%。植被表层地下生物量(BGB)和表层土壤有机碳(SOM)增加,致使根土体积比增大了 2 倍左右,但由于高寒土壤系统的持水能力主要取决于植被根系而非土壤毛管,系统的田间含水量也增大了 2 倍多。因此,高寒嵩草草甸从原生群落退化至中度退化时,土壤系统的水、N 含量下降,植被生长策略改变,群落的地上地下比增大,单位体积土壤的根系供给负担增大。虽然保肥持水潜力有所提升,但由于草毡层厚度加厚,造成系统水分和营养元素的补给困难。

在重度退化样地内,由于鼠类活动,加之高原的冻融作用强烈,草毡层丧失,心土裸露,双子叶、直根系的毒、杂草取代了单子叶、须根系的莎草和禾草,尽管其 PC、VH、AGB 仅低于原生群落,但系统基本丧失了生产功能。系统表层 BGB 和 ME 最小($P < 0.05$),FWC 较低。但由于 IR 极度升高,而系统缺乏草毡层的保护,增大了表层土壤水分波动程度。加之土壤表层 SOM 较其它 3 者的样地平均降低了 102.1%,致使系统的持水保肥能力显著降低。另外,由于植被、土壤等变量在从原生群落演替至中度退化和从中度退化至重度退化时表现出分异的趋势,暗示高寒嵩草草甸退化演替时生态因子存在分水岭。

表 1 不同退化梯度下高寒嵩草草甸生物量和土壤性质比较 (平均值 ± 标准误)

Table 1 Comparisons of biomass and soil characteristics among degradation gradients in alpine *Kobresia* meadow (mean ± SE)

| | 土壤层次 Soil layer (cm) | 退化梯度 Degradation gradient | | | |
|---|-------------------------|---------------------------|------------------|------------------|-----------------|
| | | 原生 Excellent | 轻度 Good | 中度 Fair | 重度 Poor |
| 群落相对盖度 PC (%) | | 99.0 ± 1.0Aa | 91.6 ± 2.6Aa | 66.0 ± 2.5Bc | 78.2 ± 5.9Bb |
| 冠层高度 VH (cm) | | 23.6 ± 1.07Aa | 2.3 ± 0.53Cc | 2.2 ± 0.35Cc | 6.7 ± 0.65Bb |
| 地上生物量 AGB (g · m ⁻²) | | 331.1 ± 15.2Aa | 166.1 ± 27.8Cc | 101.3 ± 3.6Dd | 218.7 ± 17.2Bb |
| 地下生物量 BGB (g · m ⁻²) | 0 - 10 | 1690.2 ± 318.5Bb | 1962.4 ± 297.3Bb | 4289.6 ± 343.8Aa | 980.2 ± 193.7Cc |
| | 10 - 20 | 239.2 ± 102.9Bb | 273.4 ± 15.7Bb | 472.5 ± 157.9Aa | 228.6 ± 69.4Bb |
| 土壤有机碳 SOM (%) | 0 - 10 | 66.5 ± 6.5Bb | 78.3 ± 3.1Bb | 134.8 ± 7.9Aa | 46.1 ± 4.8Cc |
| | 10 - 20 | 42.1 ± 2.7Bb | 49.3 ± 3.5Bb | 67.3 ± 5.4Aa | 37.4 ± 4.2Bb |
| 土壤全氮 TN (%) | 0 - 10 | 7.2 ± 0.041Aa | 6.8 ± 0.08Aa | 6.2 ± 0.11Aa | 4.4 ± 0.23Bb |
| | 10 - 20 | 3.5 ± 0.12Aa | 3.4 ± 0.10Aa | 3.2 ± 0.13Aa | 2.7 ± 0.25Aa |
| 土壤速效氮 AN (mg · kg ⁻¹) | 0 - 10 | 27.4 ± 1.46Aa | 22.3 ± 1.23Aa | 17.1 ± 1.71Bb | 22.4 ± 2.16Aa |
| | 10 - 20 | 14.7 ± 2.15Aa | 13.8 ± 2.36Aa | 11.4 ± 2.23Aa | 12.9 ± 2.75Aa |
| 土壤自然含水量 NWC (%) | 0 - 10 | 15.9 ± 0.1Aa | 13.7 ± 1.8Aa | 6.5 ± 0.8Cc | 9.2 ± 0.6Bb |
| | 10 - 20 | 13.5 ± 0.7Aa | 11.7 ± 0.4Aa | 7.6 ± 1.8Bb | 8.4 ± 0.09Bb |
| 土壤田间持水量 FWC (%) | 0 - 10 | 24.7 ± 2.3Bb | 23.4 ± 6.8Bb | 64.5 ± 6.5Aa | 18.6 ± 1.2Bb |
| | 10 - 20 | 14.8 ± 3.7Bc | 16.2 ± 2.8Bc | 52.2 ± 0.8Aa | 26.3 ± 1.0Bb |
| 土壤容重 BD (g · cm ⁻³) | 0 - 10 | 0.73 ± 0.07Aab | 0.68 ± 0.03Aab | 0.64 ± 0.03Ab | 0.76 ± 0.02Aa |
| | 10 - 20 | 0.99 ± 0.03Aa | 1.09 ± 0.04Aa | 0.62 ± 0.16Cc | 0.83 ± 0.02Bb |
| 根土容积比 R/S (cm ³ · cm ⁻³) | 0 - 10 | 0.5 ± 0.2Cc | 0.7 ± 0.4Bb | 1.4 ± 0.5Aa | 0.3 ± 0.2Cc |
| | 10 - 20 | 0.2 ± 0.3Bb | 0.3 ± 0.2Bb | 0.8 ± 0.4Aa | 0.2 ± 0.1Bb |
| 草毡层厚度 ME (cm) | | 2.0 ± 0.4Cc | 3.1 ± 0.2Bb | 4.5 ± 0.3Aa | 0.2 ± 0.0Dd |
| 入渗速率 IR (mm · min ⁻¹) | | 29.8 ± 4.9Bb | 2.0 ± 0.3Cc | 0.9 ± 0.1Dd | 52.9 ± 7.5Aa |

注:小写和大写字母分别表示样地间在 0.05 和 0.01 水平上的差异显著性。下同。

Note: Lowercase indicates the difference significance among the degradation gradients at 0.05 level, and the capital letter indicates the difference significance at 0.01 level. PC: plant coverage; VH: vegetation height; AGB: aboveground biomass; BGB: belowground biomass; SOM: soil organic matter; TN: soil total nitrogen; AN: soil available nitrogen; NWC: natural soil water content; FWC: field soil water content; BD: soil bulk density; R/S: volumetric ratio of root/soil; ME: matric epipedon thickness; IR: infiltration rate. The same as below.

2.2 不同退化梯度下植被群落特征和结构的响应

在高寒嵩草草甸退化演替过程中, 植被功能群变化较大, 而生物多样性变化较小 (表 2)。莎草类地上生物量 (AGB) 先急剧升高后降低, 其中在轻度退化样地极显著最大 (P < 0.01), 重度退化样地则极显著减

小 (P < 0.01), 而原生群落和轻度退化则无显著差异。而禾草类和豆科类植物在退化演替中呈现出逐渐降低的相似趋势。这主要由于原生样地牧压较小, 禾草类和豆科类植物可基本完成种子繁殖的生活周期; 而随着牧压增大, 因为莎草类植物耐牧性相对较

表 2 不同退化梯度下高寒嵩草草甸植被功能群和群落多样性比较 (平均值 ± 标准误)

Table 2 Comparisons of plant functional groups and community diversity along degradation gradients in alpine *Kobresia* meadow (mean ± SE)

| | | 退化梯度 Degradation gradient | | | |
|----------------------------------|----------------|---------------------------|----------------|-----------------|----------------|
| | | 原生 Excellent | 轻度 Good | 中度 Fair | 重度 Poor |
| 功能群地上生物量 | 莎草类 Sedges | 29.3 ± 4.6Bb | 157.7 ± 15.5Aa | 20.2 ± 1.6Bb | 1.5 ± 1.52Cc |
| Functional group | 禾草类 Graminoids | 97.0 ± 22.1Aa | 11.5 ± 4.0Bb | 19.1 ± 5.4Bb | 2.8 ± 0.7Cc |
| | 豆科类 Legumes | 21.7 ± 4.5Aa | 11.8 ± 7.8Bb | 7.6 ± 2.5Bb | 0.6 ± 0.5Cc |
| AGB (g · m ⁻²) | 杂草类 Forbs | 129.4 ± 35.7AaB | 80.4 ± 8.9Bb | 96.0 ± 18.8AaBb | 182.2 ± 41.1Aa |
| 物种丰富度 (S) Species richness | | 27.0 ± 1.0Aa | 15.0 ± 4.0Bb | 19.0 ± 3.0Bb | 18.0 ± 2.0Bb |
| Shannon-Weaver 指数 (H') | Shannon-Weaver | 3.5 ± 0.1Aa | 2.6 ± 0.2Bc | 3.2 ± 0.2ABb | 3.2 ± 0.1AaBb |
| Pileou 均匀度指数 (E) Pileou-Evenness | | 1.1 ± 0.03Aa | 1.0 ± 0.1Aa | 1.1 ± 0.03Aa | 1.1 ± 0.03Aa |

强 加之其多为地下芽的无性繁殖 莎草类 ABC 在轻度放牧下增加了 4 倍多。而仅重度退化样地的杂类草 ABC 极显著高于轻度退化 ($P < 0.01$)。这可能由于家畜的选择性采食 改变了群落物种对营养元素、光及水的竞争强度和关系。

物种多样性指数 (S)、Shannon-Weaver 指数 (H') 和 Pielou 均匀度指数 (E) 是群落的重要特征 表征了物种分布的数量和方式 反映了群落对环境适应和资源利用的能力。原生植被的 S 显著最大 而轻度退化的 H' 显著最小 但 E 随退化演替无显著变化 (表 2)。因此 群落多样性不适宜作为高寒草甸对退化演替的敏感指标。

基于植被功能群和多样性的非度量多维排序 (NMDS) 表明 高寒嵩草草甸群落特征随着退化演替可明显划分为 4 个阶段 (图 1)。二维排序的胁迫系数 (Stress) 为 6.78 不稳定性系数为 0.00 表明排序的结果具有较好的可信度^[26]。其中 第一、第二排序轴的正交率为 97.1% 其解释能力分别为 70.2% 和 22.8%。第一排序轴主要反映了禾草类、豆科类、杂类草和物种多样性指数 S、Shannon-Weaver 指数 H' 的贡献 第二轴则反映了莎草类的贡献。原生植被、轻度退化和中度退化处在第一排序轴上方 而重度退化位于下方 加之第一排序轴贡献率较高 表明原生群落、轻度退化和中度退化 3 个群落与重度退化之间存

在分异特征 前 3 个退化梯度的植被群落在牧压增大或减少时存在可逆性 而重度退化通过降低牧压则不能恢复到其它 3 个阶段 即持续放牧驱动的高寒嵩草草甸的植被退化演替过程属于非平衡型。第一排序轴主要反映了冠层高度 VH、地上生物量 AGB 和土壤速效氮 AN 对群落排序特征的负影响 第二排序轴则表征了草毡层厚度 ME、地下生物量 BGB、土壤全氮 TN 和土壤自然含水量 NWC 对植被群落排序的正作用 (表 3)。根土体积比 R/S、土壤有机碳 SOM 和入渗速率 IR 对两个排序轴的作用方向和强度相当 暗示其在群落非平衡型的变化中指示地位 而土壤田间含水量 (FWC) 对排序结果无明显影响则表明系统的持水特征对群落变化的贡献较小。

表 3 环境、生物因子与排序轴的相关系数

Table 3 Correlation coefficients between variables and ordination axes

| 环境、生物因子 Environmental and biotic variable | 第一排序轴 First axes | 第二排序轴 Second axes |
|--|---------------------|----------------------|
| 群落相对盖度 PC (%) | -0.22 | 0.38 |
| 冠层高度 VH (cm) | -0.83 | 0.24 |
| 草毡表层 ME (cm) | 0.49 | 0.70 |
| 地上生物量 AGB ($g \cdot m^{-2}$) | -0.75 | 0.048 |
| 入渗速率 IR ($mm \cdot min^{-1}$) | -0.67 | -0.73 |
| 0-10cm 土壤容重 BD ($g \cdot cm^{-3}$) | -0.59 | -0.61 |
| 0-10cm 土壤有机碳 SOM (%) | 0.35 | 0.47 |
| 0-10cm 地下生物量 BGB ($g \cdot m^{-2}$) | 0.35 | 0.56 |
| 0-10cm 土壤速效氮 AN ($mg \cdot kg^{-1}$) | -0.56 | 0.14 |
| 0-10cm 土壤全氮 TN (%) | 0.085 | 0.94 |
| 0-10cm 土壤含水量 NWC (%) | -0.20 | 0.45 |
| 0-10cm 根土体积比 R/S ($cm^3 \cdot cm^{-3}$) | 0.39 | 0.41 |
| 0-10cm 土壤田间含水量 FWC (%) | -0.07 | 0.10 |

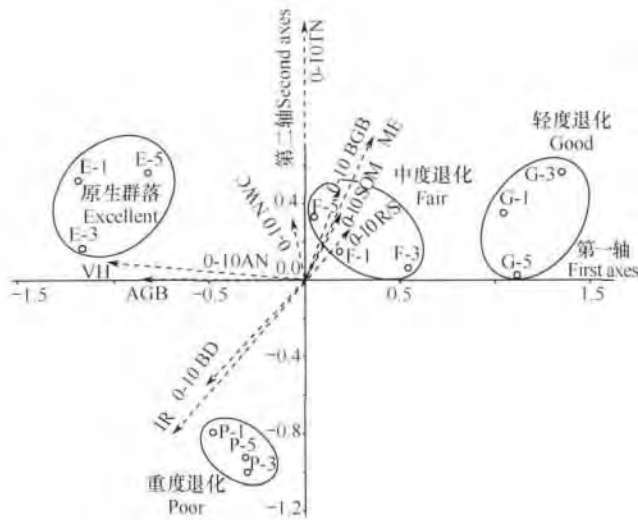


图 1 不同退化梯度下高寒嵩草草甸植被群落排序结果
Fig. 1 Ordinal results of plant community along degradation gradients in alpine *Kobresia meadow*

注: \circ 为样点; E、G、F 和 P 分别代表原生群落、轻度退化、中度退化和重度退化; -1、-3、-5 代表样方号

Note: \circ is sampling plot, E, G, F and P is abbreviated for excellent, good, fair and poor respectively; -1, -3 and -5 represent ordinal quadrat

3 结论与讨论

放牧驱动下的高寒嵩草草甸退化演替过程中 生态环境因子和植被群落结构的变化出现“拐点” 即呈现出分异特征。在中度退化区 地上生物量、表层 (0-10cm) 土壤含水量和降水地表入渗速率显著最小 表层地下生物量、表层土壤有机质、表层田间持水量和草毡层厚度显著最大。植被群落结构可明显划分为“原生群落”、“轻度退化”、“中度退化”和“重度退化”等 4 个阶段 植被群落对退化过程的响应表现为非平衡态型 群落变化的“分水岭”出现在“中度退化”和“重度退化”之间。

植被群落的异质化是高寒草甸退化的最直接表现形式^[23]。高寒嵩草草甸植被群落对退化演替的响应特征与退化程度密切相关 这与王文颖等^[7] 基于

PCA 排序和林丽等^[27]基于主成分分析的研究结果一致。高寒嵩草草甸中杂类草、莎草类、禾草类的生态位宽度依次降低,对放牧压力的适应与贫瘠环境下资源利用能力逐渐降低^[28]。植物自身的生态-生物学特性所引起的对环境改变(牧压、干旱、贫瘠)的响应差异,致使植物种间竞争关系改变是退化演替下群落结构发生变化的内因^[2]。莎草类植物特殊的生物学特性(过大的根冠比),尤其是小嵩草的极度发育形成的草毡表层,阻滞了大部分竞争植物的克隆繁殖^[21]。但同时也造成了中心区域草毡层老化、死亡,剥蚀、塌陷,单子叶的浅根系植物被双子叶的深根系植被替代,原生群落、轻度退化、中度退化与重度退化的植被群落(植物种类和种间关系等)发生了不可逆的演替,群落结构呈现“非平衡态”格局。

放牧驱动下的水分和营养的失衡是草地退化演替主要外界诱因^[29-30]。随着高寒草甸退化,系统更加贫瘠化^[23],而耐旱、耐贫瘠的莎草类植被过度发育,导致草毡层极度加厚^[18],致使雨水入渗降低,系统水分补给减少,增加了高寒植被的生理干旱^[21]。同时,由于地下根系的极度发育,造成营养元素滞留,加之高寒“惰性”系统的凋落物和死亡根系分解缓慢,植被更新能力差^[8],导致单位体积土壤养分的供给负担增加^[16],致使系统有效营养元素更加匮乏^[14,16]。生理干旱和营养元素匮乏致使草毡表层老化、地下根系死亡,地表逐渐剥蚀、塌陷,在冻融交替、鼠类入侵、风蚀、水蚀的作用下,最终形成了“黑土滩”^[20]。但啮齿类动物(如鼯鼠)的活动,却一定程度提高了土壤表层的水热通透性和速效养分含量,提高了禾草在群落中的优势地位,对系统具有微弱而缓慢的修复作用^[6,31]。

高寒嵩草草甸植被群落的非平衡型退化演替,与曹广民等的研究结果相似,即放牧驱动下高寒嵩草草甸的退化过程具有分异特征^[18,20],而中度退化群落是嵩草草甸群落退化演替的分水岭。非平衡型退化演替过程对退化高寒嵩草草甸系统的恢复治理具有一定的指导作用^[17]。在青藏高原的生态恢复工程中,针对4300万 hm^2 的中度退化草地可以采用自然恢复(降低牧压、轮牧、围栏封育)措施^[21],而治理700万 hm^2 “黑土滩”等重度退化时,则需要人工建植、草地施肥、灭鼠除杂等复杂工程技术^[8,32]。

参考文献:

[1] Wang X H, Fu X F. Sustainable management of alpine meadows on the Tibetan Plateau: problems overlooked and sugges-

tions for change [J]. *Ambio*. 2004, 33(3):169-171.

- [2] 周兴民. 中国嵩草草甸 [M]. 北京:科学出版社, 2001:51-62 217-234.
- [3] 莫志鸿, 李玉娥, 高清竹. 主要草原生态系统生产力对气候变化响应的模拟 [J]. 中国农业气象, 2012, 33(4):545-554.
- [4] 吴启华, 李英年, 刘晓琴, 等. 牧压梯度下青藏高原高寒杂类草草甸生态系统呼吸和碳汇强度估算 [J]. 中国农业气象, 2013, 34(4):390-395.
- [5] 孙鸿烈, 郝度, 姚檀栋, 等. 青藏高原国家生态安全屏障保护与建设 [J]. 地理学报, 2012, 67(1):3-12.
- [6] Kang L, Han X, Zhang Z, et al. Grassland ecosystems in China: review of current knowledge and research advancement [J]. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B (Biological Sciences)* 2007, 362(1482):997-1008.
- [7] 王文颖, 王启基. 高寒嵩草草甸退化生态系统植物群落结构特征及物种多样性分析 [J]. 草地学报, 2001, 10(3):8-14.
- [8] 尚占环, 龙瑞军. 青藏高原“黑土型”退化草地成因与恢复 [J]. 生态学杂志, 2005, 24(6):652-656.
- [9] 王秀红, 郝度. 青藏高原高寒草甸资源的可持续利用 [J]. 资源科学, 1999, 21(6):38-42.
- [10] 武高林, 杜国祯. 青藏高原退化高寒草地生态系统恢复和可持续发展探讨 [J]. 自然杂志, 2007, 29(3):159-164.
- [11] Suding K N, Gross K L, Houseman G R. Alternative states and positive feedbacks in restoration ecology [J]. *Trends in Ecology & Evolution* 2004, 19(1):46-53.
- [12] Sasaki T, Okayasu T, Jamsran U, et al. Threshold changes in vegetation along a grazing gradient in Mongolian rangelands [J]. *Journal of Ecology* 2008, 96(1):145-154.
- [13] 李以康, 林丽, 张法伟, 等. 嵩草草甸退化和恢复过程中主要牧草演替和地表特征变化 [J]. 草业学报, 2010, 19(5):179-185.
- [14] 曹广民, 吴琴, 李东, 等. 土壤-牧草氮素供需状况变化对高寒草甸植被演替与草地退化的影响 [J]. 生态学杂志, 2004, 23(6):25-28.
- [15] 李婧, 杜岩功, 张法伟, 等. 草毡表层演化对高寒草甸水源涵养功能的影响 [J]. 草地学报, 2012, 20(5):836-841.
- [16] 王长庭, 王根绪, 刘伟, 等. 植被根系及其土壤理化特征在高寒小嵩草草甸退化演替过程中的变化 [J]. 生态环境学报, 2012, 21(3):409-416.
- [17] 林丽, 李以康, 张法伟, 等. 高寒矮嵩草群落退化演替系列氮、磷生态化学计量学特征 [J]. 生态学报, 2013, 33(17):5245-5251.
- [18] 曹广民, 杜岩功, 梁东营, 等. 高寒嵩草草甸的被动与主动退化分异特征及其发生机理 [J]. 山地学报, 2007, 25(6):641-648.
- [19] 曹广民, 龙瑞军. 放牧高寒嵩草草甸的稳定性及自我维持

- 机制[J]. 中国农业气象 2009 30(4):553-559.
- [20]曹广民 林丽 张法伟,等. 青藏高原高寒矮嵩草草甸稳定性的维持、丧失与恢复[J]. 草业科学,2010,27(8):34-38.
- [21]Miehe G,Miehe S,Kaiser K,et al. Status and dynamics of the *Kobresia pygmaea* ecosystem on the Tibetan Plateau[J]. *Ambio*, 2008,37(4):272-279.
- [22]杜岩功 梁东营 曹广民,等. 放牧强度对嵩草草甸草毡表层及草地营养和水分利用的影响(简报)[J]. 草业学报,2008,17(3):146-150.
- [23]周华坤 赵新全 周立,等. 青藏高原高寒草甸的植被退化与土壤退化特征研究[J]. 草业学报 2005,14(3):31-40.
- [24]Zhang F W,Li Y N,Cao G M,et al. Response of alpine plant community to simulated climate change: two-year results of reciprocal translocation experiment (Tibetan Plateau) [J]. *Polish Journal of Ecology* 2011,59(4):741-751.
- [25]刘光崧 蒋能慧 张连第. 中国生态系统研究网络观测与分析标准方法: 土壤理化分析与剖面描述[M]. 北京: 中国标准出版社,1996:5-22.
- [26]Clarke K R. Non-parametric multivariate analyses of changes in community structure [J]. *Australian Journal of Ecology*, 1993,18(1):117-143.
- [27]林丽 李以康 张法伟,等. 青藏高原高寒矮嵩草草甸退化演替主成分分析[J]. 中国草地学报 2012,34(1):24-30.
- [28]董全民 赵新全 马玉寿,等. 高寒小嵩草草甸暖季草场主要植物种群的生态位[J]. 生态学杂志,2006,25(11):1323-1327.
- [29]魏永胜 梁宗锁,山仑. 草地退化的水分因素[J]. 草业科学 2004,21(10):13-18.
- [30]刘钟龄 王炜 郝敦元,等. 内蒙古草原退化与恢复演替机理的探讨[J]. 干旱区资源与环境 2002,16(1):84-91.
- [31]刘锦上 张卫国 江小雷,等. 高原鼢鼠洞道空间对高寒草甸植被性状的影响[J]. 草地学报 2011,19(6):927-932.
- [32]Li X L,Gao J,Brierley G,et al. Rangeland degradation on the Qinghai-Tibet Plateau: implications for rehabilitation [J]. *Land Degradation & Development* 2013,24(1):72-80.

《中国农业科学》征订启事

《中国农业科学》中、英文版是由农业部主管、中国农业科学院与中国农学会共同主办的综合性学术期刊。主要刊登农牧业基础科学和应用基础科学研究论文、综述、简报等。设有作物遗传育种·种质资源·分子遗传学;耕作栽培·生理生化·农业信息技术;植物保护;土壤肥料·节水灌溉·农业生态环境;园艺;贮藏·保鲜·加工;畜牧·兽医·资源昆虫等栏目。读者对象为国内外农业科研院(所)、大专院校的科研、教学与管理人。

《中国农业科学》中文版为半月刊,大16开,每月1、16日出版,国内外公开发。每期208页,定价49.50元,全年定价1188.00元。国内统一连续出版物号:CN11-1328/S,国际标准连续出版物号:ISSN 0578-1752,邮发代号:2-138,国外代号:BM43。

《中国农业科学》英文版(Agricultural Sciences in China,ASA)2002年创刊,月刊。2012年更名为《农业科学学报》(Journal of Integrative Agriculture,JIA)。2006年1月起与国际著名出版集团Elsevier合作,全文数据在ScienceDirect平台面向世界发行。2009年被SCI收录,2013年JIA影响因子为0.625。

JIA大16开,每月20日出版,国内外公开发。每期180页,国内订价80.00元,全年960.00元。国内统一连续出版物号:CN 10-1039/S,国际标准连续出版物号:ISSN 2095-3119,邮发代号:2-851,国外代号:1591M。

《中国农业科学》中、英文版均可通过全国各地邮局订阅,也可向编辑部直接订购。

邮编:100081;地址:北京 中关村南大街12号《中国农业科学》编辑部

电话:010-82109808 82106281 82105098;传真:010-82106247

网址:www.ChinaAgriSci.com;E-mail:zgnykx@caas.cn

联系人:林鉴非